

## УЛЬТРАСТРУКТУРА СТЕНКИ ЦИСТЫ ЛИЧИНОК ЦЕСТОД ТИПА МОНОЦЕРКА

Г. П. Краснощеков, В. П. Никишин, Л. Т. Плужников

Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, Магадан

Описано электронно-микроскопическое строение стенки цисты 5 видов метацистод сем. Dilepididae, относящихся к моноцеркам.

Личинки цестод подотряда Hymenolepidata образуют ряд модификаций, различающихся организацией личиночного органа — цисты и хвостового придатка. Это обусловлено адаптациями метацистод к переживанию в промежуточном и начальных отделах пищеварительного тракта окончательных хозяев (Краснощеков, 1980). Адаптационная изменчивость личинок цестод обусловлена, с одной стороны, их таксономической принадлежностью, с другой — особенностями жизненного цикла. Последнее обстоятельство обычно не учитывается при попытках использовать данные по морфологии метацистод с целью выяснения эволюции ленточных червей (Freeman, 1973; Jarecka, 1975).

Ультраструктурные исследования цисты личинок гименолепидат в пределах сем. Hymenolepididae показали значительные различия в организации стенки цисты (Краснощеков, Никишин, 1979а), интерпретация которых невозможна без накопления сведений о зависимости ее строения от систематического положения цестод. В связи с этим нами было предпринято изучение ультроструктуры стенки цисты 5 видов цестод сем. Dilepididae,<sup>1</sup> относящихся к разным родам [*Dichoanotaenia tundra* Spassky et Konovalov, 1974; *Paricterotaenia porosa* Rudolphi, 1810; *Platyscolex ciliata* (Fuhrmann, 1913) Spasskaja, 1962; *Sacciuterina stellifera* (Krabbe, 1869) и *Trichocephaloides megalcephala* (Krabbe, 1869)], но имеющих личинки единого типа — моноцерка.<sup>2</sup>

Личинки типа моноцерка характерны для большинства видов цестод сем. Dilepididae (Томиловская, 1979). Они отличаются от других цистицеркоидов наличием наружной неклеточной оболочки — экзоцисты, отделением хвостового придатка на ранних стадиях развития и распадом его на отдельные фолликулы или тяжи (Краснощеков, Томиловская, 1978) и тонкой организацией стенки цисты (Gabrion, Cabrion, 1976; Krasnoshchekov, 1978).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Зрелых личинок извлекали из естественно (*D. tundra*, *Pl. ciliata*, *S. stellifera*) или экспериментально (*P. porosa*, *T. megalcephala*) зараженных промежуточных хозяев, помещая в 2%-ный раствор глутарового альдегида на фосфатном буфере (рН 7.4) и фиксировали в нем в течение 48 ч. После промывки в растворе сахарозы на таком же буфере материал дополнительно фиксировали 1%-ным тетраоксидом осмия по Колфилду в течение 2 ч. Часть личинок после фиксации

<sup>1</sup> Определение Н. С. Томиловской, которой авторы выражают глубокую признательность.

<sup>2</sup> Спасская, Спасский (1978) предложили называть этот тип личинки криптоцерком. Но этот термин не отражает особенностей организации личиночного органа моноцерка и не имеет преимуществ перед общепринятым, которым мы (во избежание недоразумений) предпочитаем пользоваться, создавая его условность.

окрашивали 1.5%-ным раствором уранилацетата на веронал-ацетатном буфере (рН 5.6), другую часть окрашивали в процессе обезвоживания 1%-ным уранилацетатом на 70-градусном спирте. После обезвоживания в спиртах материал заключали в ЭПОН-812 или смесь эпон-аралдит. Срезы, полученные на ультра-тome LKB-III, окрашивали цитратом свинца, а при необходимости дополнительно контрастировали насыщенным водным раствором уранилацетата и исследовали на электронном микроскопе УЭМВ-100К. Всего было исследовано 32 личинки в возрасте от 2—3 суток до 1.5 мес. после инвагинации ско-лекса. Из них: по 3 личинки *D. tundra* и *S. stellifera*; 6 личинок *T. megaloccephala* и по 10 личинок *P. porosa* и *Pl. ciliata*.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении ультраструктуры эндоцисты моноцерков 5 видов дилепидид, относящихся к 5 разным родам, не выявлено каких-либо существенных таксономических различий, поэтому приводим ее обобщенное описание. Стенка цисты состоит из тегумента, покрытого слоем гликокаликса, базальной пластинки, фиброзного, мышечного и паренхиматозного слоев (рис. 1, а; см. вкл.).

Гликокаликс покрывает всю поверхность цисты, за исключением тегумента выходного отверстия, в наружных отделах которого он истончается и исчезает. Толщина его достигает 2.5—3.0 мкм, значительно варьируя от плоскости среза. Гликокаликс образован однородным мелкозернистым материалом умеренной электронной плотности. В толще гликокаликса имеются многочисленные полости с нечеткими границами и рыхлым хлопьевидным содержанием (рис. 1, б). У молодых личинок они располагаются вблизи наружной цитоплазматической мембраны (рис. 1, в). В глубине гликокаликса полости небольшие, округлые, в поверхностных отделах — более крупные, вытянутые в радиальном направлении, открытые наружу в полость экзоцисты, что обуславливает его неровную поверхность. Кроме того, в гликокаликсе имеются многочисленные извитые трубочки, отходящие от куполовидных образований на поверхности тегумента и представляющие собой модифицированные микроворсинки. У более старых личинок такие трубочки имеют сильно извитую штопорообразную форму, нередко редуцированы, образуя скопления мелких везикул. Часть трубочек, достигая наружного края гликокаликса, продолжается в виде фрагментов микроворсинок, имеющих обычную форму или везикулярно измененных.

Толщина поверхностного синцития около 1.0 мкм. На его наружной поверхности наблюдаются упорядоченно расположенные куполовидные образования высотой 0.12—0.15 мкм и диаметром 0.15—0.20 мкм (рис. 2, а; см. вкл.). Они покрыты наружной цитоплазматической мембраной тегумента, переходящей на вершине в стенку извитых трубочек. По наружному периметру их выявляется мембранный комплекс, напоминающий таковой у типичных микротрихий. Он образован двумя электронноплотными пластинками, разделенными электроннопрозрачной прослойкой и отделенными от наружной мембраны узким светлым слоем (рис. 1, г).

Матрикс поверхностного синцития умеренной электронной плотности; у молодых личинок достаточно обильный, у более зрелых выявляется лишь в центральной части куполовидных образований. Поверхностный синцитий содержит многочисленные включения в виде телец. Количество, распределение и организация последних зависят от зрелости личинки. У молодых цистицеркоидов имеются сферические и палочковидные (дисковидные) тельца. Сферические тельца заполнены однородным зернистым материалом, окружены мембраной (рис. 2, б). Палочковидные содержат центрально расположенную массу высокой электронной плотности, отделенную от окружающей мембраны светлым пространством (рис. 2, в). У зрелых личинок выявлены только палочковидные тельца, причем на их поверхности наблюдается ареал из электронноплотного материала с нечеткими контурами. Нередко эти тельца располагаются параллельно друг другу и, имея общий слой поверхностного плотного материала, формируют тяжи, состоящие из чередующихся темных и светлых полос. Между сферическими и палочковидными тельцами имеются переходные формы, что свидетельствует о возможности образования последних из сферических путем уплотнения и конденсации матрикса. У молодых личинок тельца концентрируются во внутренних

2/3 синцития, особенно вблизи устьев цитоплазматических связей его с цитонами, но располагаются и непосредственно под поверхностью тегумента, нередко сливаясь с наружной цитоплазматической мембраной. У зрелых личинок палочковидные тельца заполняют всю толщу синцития, лишь в центральной его части непостоянно выявляется свободная от них узкая зона матрикса (рис. 1, з).

Проксимальная половина поверхностного синцития пересечена многочисленными инвагинатами внутренней цитоплазматической мембраны тегумента. У молодых личинок они более широкие и включают материал базальной пластинки. По мере созревания личинки инвагинаты уплощаются, и внутренняя поверхность синцития приобретает волнистый вид (рис. 1, з).

Между внутренней цитоплазматической мембраной тегумента и базальной пластинкой имеются полудесмосомы. У молодых личинок к ним прилежат лишённые включений участки синцития, содержащие ориентированные перпендикулярно к полудесмосомам фибриллы (рис. 2, б); у зрелых личинок они не прослеживаются.

Цитоплазматические связи поверхностного синцития с цитонами тегумента немногочисленны, обычно в виде «пустых» каналов, реже они заполнены тельцами. Диаметр каналов значительно уменьшается при прохождении наружного фиброзного слоя; у внутреннего края последнего и вблизи устьев они обычно расширены.

Базальная пластинка тонкофибриллярная, 0.15 мкм толщиной. От ее внутреннего края отходят многочисленные отростки, погруженные в подлежащую фиброзную ткань (рис. 2, в). Фиброзный слой состоит из наружного циркулярного и внутреннего продольного слоев, примерно равной толщины, составляющей около 0.8—1.0 мкм (рис. 1, з). Мышечные волокна образуют самостоятельный слой, расположенный под фиброзным. Пучки наружных (циркулярных) мышечных волокон разделены между собой прослойками соединительной ткани. Волокна внутреннего отдела мышечного слоя продольные. Мышечные волокна содержат большое количество  $\beta$ -частиц гликогена, единичные митохондрии и мелкие капли липидов. Между пучками мышечных волокон наблюдаются цитоплазматические отростки, содержащие электронноплотные, ограниченные мембраной тельца, диаметром обычно до 0.3 мкм, реже до 0.7 мкм.

У молодых личинок паренхиматозный слой цисты отделен от ткани пристеночной части шейки щелевидной полостью; у зрелых цистицеркоидов границу между стенкой цисты и шейкой установить не удается. Паренхима цисты образована цитонами тегумента, мышечными и немногочисленными секреторными клетками и включает протонефридии и экскреторные каналы. Цитоны тегумента цисты локализуются, как правило, в наиболее поверхностных отделах паренхиматозного слоя. Это удлиненные клетки с многочисленными цитоплазматическими отростками. Ядра овальные, крупные, занимают большую часть тела клетки, кариоплазма невысокой плотности, несколько светлее цитоплазмы. Хроматин располагается по периферии ядер в виде часто сливающихся друг с другом крупных глыбок. Цитоплазма умеренной плотности. Митохондрии круглые или слабо овальные, с радиальными кристами. Они, как и зоны Гольджи, которых у молодых личинок может быть несколько, чаще локализуются в цитоплазматических отростках (рис. 2, з). Комплекс Гольджи состоит из 6—7 уплощенных цистерн и светлых везикул. Вблизи его у молодых личинок имеются скопления электронноплотных сферических или уплощенных овоидных телец, сходных с наблюдающимися в поверхностном синцитии. У зрелых личинок комплекс Гольджи выражен слабо и выявляется в виде 1—2 небольших скоплений мелких светлых везикул; тельца в цитоплазме цитонов и их отростков не наблюдаются.

Мышечные клетки, как и в цисте цистицеркоидов других типов, характеризуются расширенными канальцами гранулярной эндоплазматической сети (ГЭС) (рис. 2, е). У молодых личинок эти клетки более многочисленны по сравнению с цитонами и располагаются глубже последних. Кариоплазма их ядер несколько плотнее, а содержание хроматина более высокое, чем в ядрах цитонов, но распределение его не отличается от характерного для последних. Цитоплазма представлена более обильно, богата рибосомами и канальцами ГЭС. Митохонд-

рии вытянуты, с более или менее плотным матриксом и преимущественно продольными кристами. Перикарионы не содержат гликогена, но этим клеткам, по-видимому, принадлежат многочисленные цитоплазматические отростки, заполненные  $\beta$ -частицами гликогена (рис. 2, з). Эти отростки нередко встречаются вблизи мышечных волокон, и помимо гликогена, содержат значительное число митохондрий и капель липидов, которые имеют тенденцию скапливаться около митохондрий. У зрелых цистицеркоидов типичные мышечные клетки наблюдаются редко, что, по-видимому, связано с редукцией расширенных канальцев ГЭС и с накоплением в цитоплазме гликогена.

Секреторные клетки встречаются относительно редко (рис. 2, б). Цитоплазма их светлая, рибосомы и канальцы ГЭС немногочисленные. Для этих клеток характерно наличие круглых гранул диаметром 0.15—0.30, иногда (у *T. megaloccephala*) до 0.70 мкм. Содержимое их электронноплотное, гомогенное, отделено от окружающей мембраны узким светлым пространством. Гранулы концентрируются в основном в цитоплазматических отростках; реже, и только у молодых личинок, они образуют скопления в цитоплазме клеток. Цитоплазматические отростки с этими гранулами выявляются в средних отделах стенки цисты, нередко в непосредственной близости к мышечным слоям и между ними. Иногда отростки с гранулами проникают в ткани шейки вплоть до ее поверхностного синцития.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время с учетом приведенных данных изучена ультраструктура моноцерков 9 видов дилепидид, относящихся к 7 родам: *Anomotaenia* (*A. brevis* — Gabrion e. a., 1976; *A. constricta* — Gabrion, Gabrion, 1976); *Choanotaenia* (*Ch. crassiscolex* — Gabrion, Jourdan, 1979); *Dichoanotaenia* (*D. tundra*); *Paricterotaenia* (*P. paradoxa* — Crowe e. a., 1974; *P. porosa*); *Platyscolex* (*Pl. ciliata*), *Sacciterina* (*S. stellifera*) и *Trichocephaloides* (*T. megaloccephala*). У всех изученных видов стенка цисты имеет практически идентичную организацию и характеризуется наличием мощного слоя гликокаликса, содержанием большого количества дисковидных телец в поверхностном отделе тегумента, наличием самостоятельных фиброзных и мышечных слоев, отсутствием миелоноподобного, ограничивающего полость цисты, слоя, типичного для цистицеркоидов сем. Hymenolepididae (Краснощеков, Никишин, 1979а). Учитывая то, что циста цистицеркоидов является частью личиночного органа, обеспечивающей сохранение дефинитивных отделов (сколекса и шейки) в процессе инвазии и освобождение их в тонком кишечнике окончательного хозяина (Краснощеков, 1980), сходство ультраструктуры стенки цисты моноцерков можно объяснить сходной экологией Dilepididae — паразитов птиц, преимущественно куликов (Спасский, Спасская, 1978). Кроме того, все Dilepididae имеют личинку типа моноцерка.

Постоянным признаком моноцерков является мощный слой гликокаликса, что обусловлено наличием у этого типа личинок экзоцисты, предупреждающей потерю образующего его материала. Полости в гликокаликсе характерны только для личинок типа моноцерка: они не обнаружены у цистицеркоидов других модификаций (Краснощеков, Никишин, 1979, 1979а; Baron, 1971; Caley, 1974). Судя по морфологии, таким путем происходит выделение материала, секретлируемого тегументом через гликокаликс в экзоцисту.

В отличие от других описанных в литературе личинок поверхностный синцитий тегумента цисты моноцерков заполнен дисковидными тельцами, сходными с наблюдающимися в тегументе половозрелых цестод. Продукция их наиболее интенсивна у молодых цистицеркоидов вскоре после инвагинации сколекса в полость цисты. По мере накопления включений в поверхностном синцитии прекращается формирование их в цитонах тегумента и наблюдается снижение функциональной активности последних. Этот процесс не связан со снижением транспорта включений в поверхностный синцитий вследствие дифференцировки фиброзных слоев, а реализуется иными путями, поскольку депонирование включений в цитонах зрелых личинок не происходит. Включения формируются в цитонах как овоидные тельца с однородным содержимым, а созревают в поверхностном синцитии, превращаясь в палочковидные тельца. При этом содержимое их конденсируется в центре и частично выделяется на поверхность телец, образуя ореол из электронноплотного материала.

Последний, вероятно, участвует в формировании матрикса поверхностного синцития. Нельзя исключить также возможность слияния мембраны телец и наружной цитоплазматической мембраны тегумента с последующим выделением содержимого на его поверхность и увеличением площади последней, компенсирующим ее потери в связи с отторжением апикальных отделов микроворсинок и образованием на их месте извитых трубочек. Такая возможность признается для тегумента половозрелых цестод, но в цисте она может реализовываться только у молодых личинок, поскольку при созревании последних восполнения потери телец поверхностным синцитием не происходит вследствие прекращения транспорта их из цитонов.

Тельца другого типа, найденные в стенке цисты моноцерков, типичные, сферической формы гранулы с электронноплотным содержимым. Сходные включения отмечены у *Hymenolepis stylosa* (Gabrion, Vardier, 1978). Авторы, описавшие эти включения, хотя и не обнаружили их в поверхностном синцитии цисты, тем не менее полагают, что они продуцируются цитонами тегумента. Согласно нашим наблюдениям подобные гранулы вырабатываются специализированными секреторными клетками. Окончания отростков этих клеток, содержащие гранулы, выявляются в основном среди пучков мышечных волокон цисты. Гранулы, продуцируемые секреторными клетками цисты и изученных нами личинок нескольких видов цестод, морфологически сходны с гранулами нейросекреторных клеток метацистод. Мы склонны придерживаться наиболее распространенного в настоящий момент мнения, что у цестод секреторные клетки, отростки которых контактируют с мышечными элементами, несут функциональную нагрузку, связанную с регуляцией мышечных сокращений (Specian e. a., 1979; Gustafsson, Wikgren, 1981) и являются модифицированными нейронами. Клетки с гранулами, подобными нейросекреторным, выявлены в большом количестве также в стенке цисты личинок цестод рода *Aploparaksis* (Hymenolepididae) (Краснощеков, Никишин, 1979, 1979а), где их отростки также находятся в интимной связи с мышечными элементами. В данном случае эти клетки, возможно, обеспечивают регуляцию сократительной деятельности цисты, способствующей эксцистированию личинки. Активация их может осуществляться, как это было ранее предположено для личинок в целом (Caley, 1975), факторами среды, среди которых прежде всего следует выделить вещества, обладающие свойствами суфрактантов, в частности соли желчных кислот.

#### Л и т е р а т у р а

- (Краснощеков Г. П.) Krasnoshechekov G. P. Ultrastructure of the defense envelopes in cysticeroids. — 4th Int. Congr. Parasitol. Warszawa, Short communications, 1978, sec. B, p. 36.
- Краснощеков Г. П. Церкомер — личиночный орган цестод. — ЖОБ, 1980, т. 41, вып. 4, с. 645—627.
- Краснощеков Г. П., Никишин В. П. Ультраструктура стенки цисты метацистод *Aploparaksis polystictae* и *A. furcigera* (Cestoda, Cyclophyllidae). — Паразитология, 1979а, т. 13, вып. 3, с. 250—256.
- Краснощеков Г. П., Никишин В. П. Ультраструктура защитных оболочек личинок цестод. — В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М., Наука, 1979б, с. 116—132.
- Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Морфология и развитие цистицеркоидов *Paricterotaenia porosa* (Cestoda: Dilepididae). — Паразитология, 1978, т. 12, вып. 2, с. 108—115.
- Спаская Л. П., Спасский А. А. Цестоды птиц СССР. Дилепидиды лимнофильных птиц. М., Наука, 1978. 315 с.
- Томиловская Н. С. Дилепидиды птиц северо-западной Чукотки (фауна, жизненные циклы, экология). — Автореф. канд. дис. М., 1979. 15 с.
- Вагон Р. J. On the histology, histochemistry and ultrastructure of the cysticeroid of *Railietina cesticillus* (Molin, 1958) Fuhrmann, 1920 (Cestoda, Cyclophyllidae). — Parasitology, 1971, vol. 62, N 2, p. 233—245.
- Caley J. The functional significance of scolex retraction and subsequent cyst formation in the cysticeroid larva of *Hymenolepis microstoma*. — Parasitology, 1974, vol. 68, N 2, p. 207—227.
- Caley J. A comparative study of the two alternative larval forms of *Hymenolepis nana*, the dwarf tapeworm, with special reference to the process of exocystment. — Z. Parasitenk., 1975, vol. 47, N 2, p. 217—235.
- Crowe D. G., Burt M. D., Scott J. S. On the ultrastructure of the polycercus larva

- of *Paricterotaenia paradoxa* (Cestoda : Cyclophyllidae). — Can. J. Zool., 1974, vol. 52, N 11, p. 1397—1405.
- Freeman R. S. Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematic. — Adv. Parasitol., 1973, vol. 11, p. 481—557.
- Gabriel C., Gabriel J. Etude ultrastructurale de la larve de *Anomotaenia constricta* (Cestoda, Cyclophyllidae). — Z. Parasitenk., 1976, vol. 49, N 2, p. 161—178.
- Gabriel C., Jourdan J. Etude ultrastructurale du cysticercoïde de *Choanotaenia crassiscolex* von Linstow, 1890, parasite d'*Arion lusitanicus*. — Haliotis, 1979, t. 8, p. 121—125.
- Gabriel C., Plateaux L., Quentin C. *Anomotaenia brevis* (Clerc, 1902) Fuhrmann, 1908 Cestode Cyclophyllide, parasite de *Leptothorax nylanderi* (Forster), Hymenoptere, Formicide. — Ann. Parasit. hum. Somp., 1976, t. 51, N 4, p. 407—420.
- Gabriel C., Verdier J.-M. Etude ultrastructurale du cysticercoïde de *Hymenolepis stylosa* (Cestoda, Cyclophyllidae). — Ann. Parasit. hum. comp., 1978, t. 53, N 2, p. 131—146.
- Gustafsson M., Wikgren M. Peptidergic and aminergic neurons in adult *Diphyllobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 (Cestoda, Pseudophyllidae). — Z. Parasitenk., 1981, vol. 64, N 2, p. 121—134.
- Jarecka L. Ontogeny and evolution of cestodes. — Acta parasitol. Pol., 1975, vol. 23, N 1, p. 93—114.
- Specian R. D., Lumsden R. D., Ubelaker J. E., Allison V. F. A unicellular endocrine gland in cestodes. — J. Parasitol., 1979, vol. 65, N 4, p. 569—578.

#### ULTRASTRUCTURE OF CYST'S WALL IN LARVAE OF CESTODES OF THE MONOCERCUS TYPE

G. P. Krasnoshchekov, V. P. Nikishin, L. T. Pluzhnikov

#### SUMMARY

Ultrastructure of the cyst's wall was studied in monocercus type larvae of 5 species of the family Dilepididae: *Dichoanotaenia tundra*, *Paricterotaenia porosa*, *Platyscolex ciliata*, *Sacciuterina stellifera* and *Trichocephaloides megaloccephala*. In all examined cysticercoïds the cyst's wall is of identical structure. It differs from the cyst's wall of larvae of the family Hymenolepididae by the character of material filling tegument, by fibrous and muscular elements forming independent layers, by the absence of myelin-like layer limiting the cyst cavity. In addition to cytons and myofibroblasts in the cyst parenchyma there are secretory cells producing electronic dense granules similar to those produced by neurosecretory cells of tape forms of cestodes.

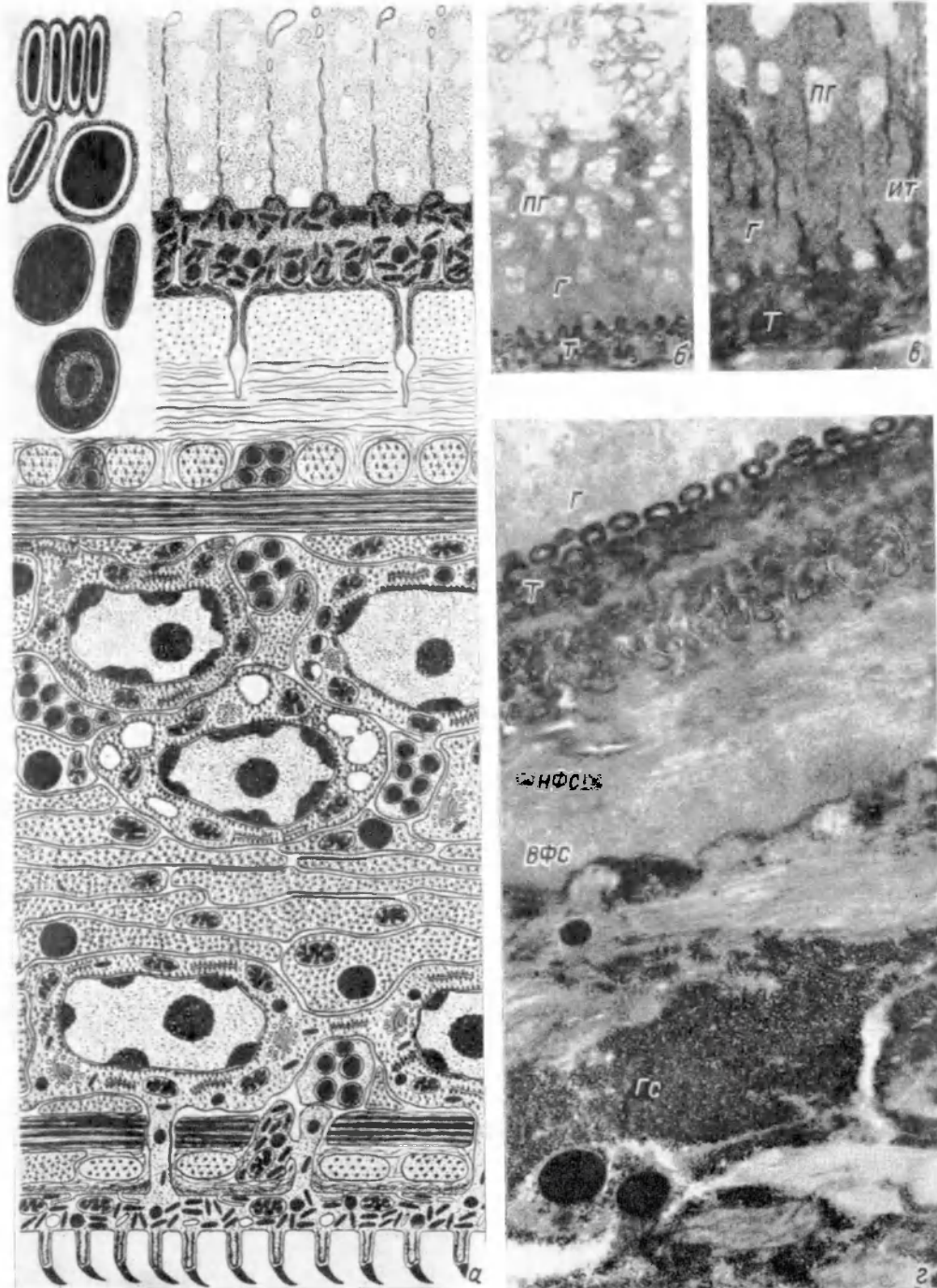


Рис. 1. Общий вид стенки цисты и строение гликокаликса моноцерков *Dilepididae*.

*a* — схема строения стенки цисты и пристеночной части шейки; *б* — *S. stellifera*, общий вид гликокаликса с полостями, открывающимися на его поверхность, ув.  $\times 10\,000$ ; *в* — полости в базальной части гликокаликса молодой личинки *P. porosa*, ув.  $\times 20\,000$ ; *г* — общий вид стенки цисты зрелого цистицеркоиде *T. megaloscephala*, ув.  $\times 22\,500$ . ВФС — внутренний фиброзный слой; Г — гликокаликс; Гс — гликоген; ИТ — извитые трубочки; НФС — наружный фиброзный слой; ПГ — полости в гликокаликсе; Т — поверхность тегумента.

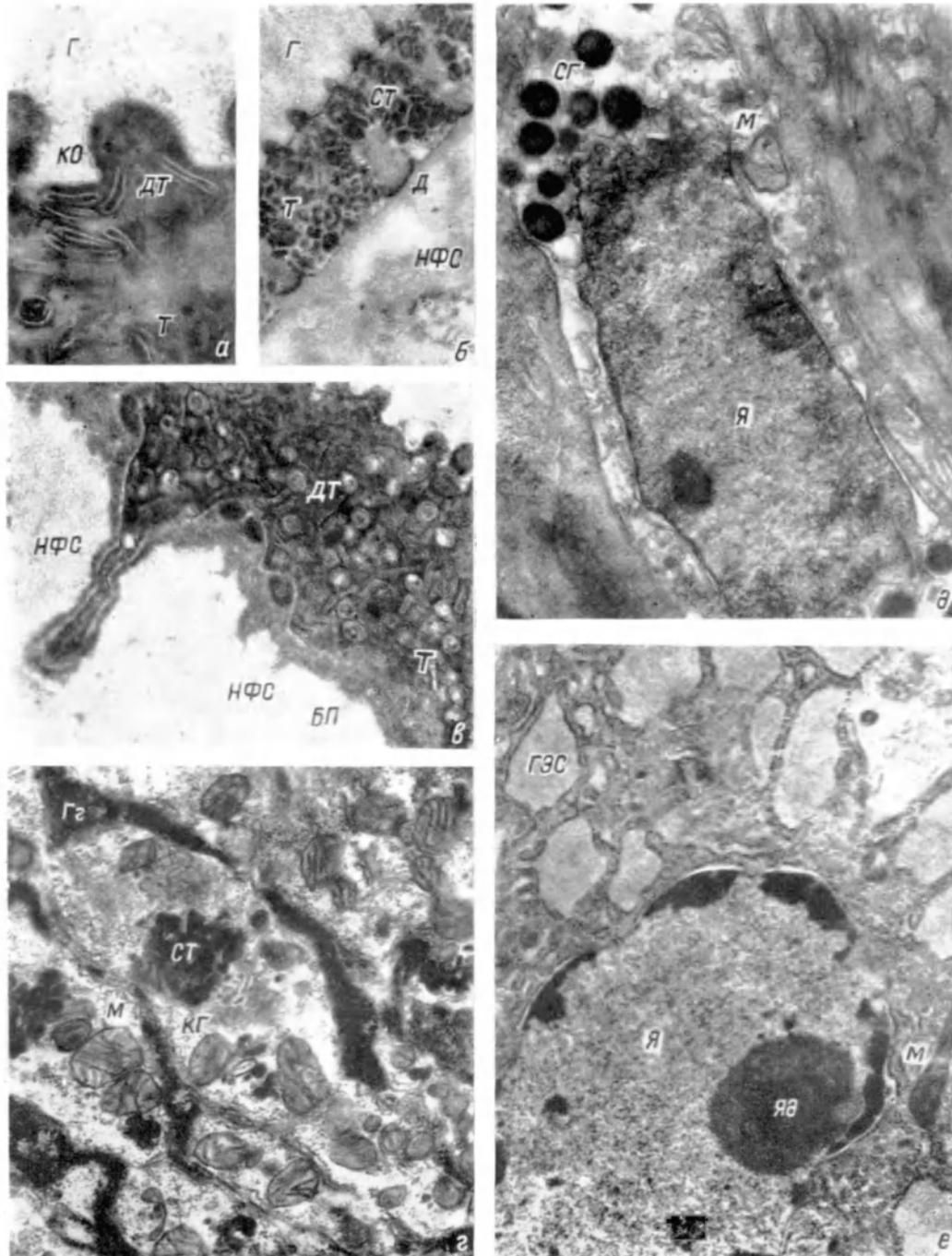


Рис. 2. Ультраструктура тегумента и паренхиматозных элементов цисты моноцерков *Dilepididae*.

а — куполовидные образования на поверхности цисты *P. porosa*, ув.  $\times 70\,000$ ; б — поверхностный синцитий молодого цистицеркоиды *P. porosa* с гемидесмосомами на внутренней мембране тегумента, ув.  $\times 23\,500$ ; в — поверхностный синцитий зрелой личинки *P. porosa*, ув.  $\times 36\,500$ ; г — *P. porosa*, отростки цитонов тегумента со скоплениями сферических телец вблизи зон Гольджи, ув.  $\times 30\,000$ ; д — *T. megalocephala*, секреторная клетка, ув.  $\times 18\,000$ ; е — *P. porosa*, фрагмент миофибробласта с расширенными цистернами ГЭС в цитоплазме, ув.  $\times 18\,000$ . БП — базальная пластинка; ГЭС — гранулярная эндоплазматическая сеть; Д — гемидесмосомы; ДТ — дисковидные тельца; КГ — комплекс Гольджи; КО — куполовидные образования; М — митохондрии; МВ — мышечные волокна; СГ — секреторные гранулы; СТ — сферические тельца; Я — ядро; ЯД — ядрышко. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.